

ГЕНЕТИКА РЖИ (*SECALE CEREALE* L.)И. КСЕНИЙ¹

В. С. Федорова

Можно считать установленным, что окраска зерен у ржи связана с рядом химико-технологических качеств. Л. Н. Любарский (1957) приводит на этот счет много данных и на основании своих экспериментов приходит к заключению о преимуществах зеленозерных сортов как обладающих лучшими показателями выхода муки и крупы, объемного выхода и пористости хлеба. В принятых стандартах на рожь окраска зерна является одним из основных морфологических признаков.

По окраске зерна у ржи, как известно, наблюдается большое разнообразие. Работами ряда исследователей (Майеурии, 1923, В. и В. Антроповы, 1929 и др.) только в качестве основных установлены следующие окраски: желтая, зеленая, коричневая, красная и фиолетовая. Описаны формы ржи, отличающиеся по интенсивности окраски. Так, С. И. Жегалов (1914) только среди зеленоокрашенных находил: ярко-зеленые, серовато-зеленые, светло-зеленые, темно-зеленые и интенсивно темно-зеленые.

Впервые Рюмкеру (Rümker, 1911) удалось получить путем отбора константные желтые и зеленозерные формы из Петкусской ржи. Вскоре Московская селекционная станция (Жегалов, 1914) получила типы ржи с зерном зеленой, светло-желтой, коричневой и фиолетовой окраски. В. Е. Писарев (1916) вывел из Тулунской ржи желто- и зеленозерные сорта. Такие же работы проводились в нашей стране К. Ю. Чеховичем и И. А. Пульманом (В. и В. Антроповы, 1929).

Еще в 1906 г. Чермак (Tschermak, 1906) описал ксенийный характер зеленой и желтой окрасок зерна, а в 1911 г. Рюмкер сообщил, что, скрещивая желтозерную расу с зеленозерной, он наблюдал доминирование зеленой окраски на зернах в год скрещивания, а в колосьях F_1 расщепление в отношении 3 зеленых зерна к 1 желтому. Им же отмечено, что гетерозиготные зерна окрашены в желтовато-зеленый цвет, выявляя некоторую промежуточность доминирования. С. И. Жегалов (1914), проводя микроскопические исследования, показал, что разница в окраске зеленых и желтых зерен обусловлена окраской наружного слоя эндосперма (алейрона). Окраска же коричневых и фиолетовых зерен связана не с эндоспермом, а с плодовыми и семенными оболочками. Позже

¹ Первую статью, посвященную генетике ржи, см. в «Тр. Петергофского биологического института ЛГУ», 1960, 18: 119—132.

к такому же заключению пришли Штеглих и Пипер (Steglich u. Pieper, 1922), они подтвердили также моногибридный характер наследования зеленой—желтой окраски. Требо (Treboux, 1925) для более четкого разделения зерен по окраске соскабливал оболочки зерновок и просматривал окраску клеток алейронового слоя. Наличие голубоватых клеток в алейроне у желтых зерен говорило за их гетерозиготность. Пользуясь этим способом, автор устанавливал более четкие менделевские отношения в потомстве отдельных гибридов.

В течение ряда лет на кафедре генетики ЛГУ проводилась работа по генетическому анализу основных окрасок — зеленой, желтой и белой, связанных с алейроновым слоем и поэтому наследующихся по типу ксений. В 1949 г. в числе других был получен из ВИРа образец К8380 из Башкирской АССР (репродукция из г. Пушкина, урожая 1948 г.). В нем были четко различимые зеленые и желтые зерна. Одно растение, выросшее из желтого зерна, было клонировано на 8 частей (клон № 60). Взятые под наблюдение илюзор колоссы (пицхт в клоне) завязали 40 чистожелтых зерен, которые были посеяны осенью 1950 г. в коллекционный сад. Часть колосов растений, выросших из этих зерен, свободно и без всяких ограничений образовывали как желтые, так и зеленые зерна. Были отобраны три колоса, в которых особенно отчетливо проявилась гетерозиготность. В колосе № 1 было 29 ярко-зеленых и 24 желтых зерен, в колосе № 2 соответственно 24 и 23 и в колосе № 3 — 40 зеленых и 16 желтых. Зеленые зерна из этих колосов были посеяны в 1951 г. на трех деланках на изолированных участках. Желтые зерна также были посеяны на своем изолированном участке. На обоих участках растения росли свободно. От участков № 1 и 2 получено с участка, где высевались желтые зерна, получено 2112 чистожелтых зерен, что явно говорило за гомозиготность желтой окраски. С участка № 3, где было клонировано 97 колосов от 10 растений (табл. 1), на трех деланках зерен в весенних случаях мы пользовались биноклом (рис. 17—19).

Как и предполагалось, чистейшие зеленые зерна, появившиеся в колосках желтозерных растений Башкирской ржи, оказались гибридными и дали в своем потомстве моногибридное расщепление. Данные по ряду отдельных растений, так же как и суммарные по всему опыту, показывают некоторый недостаток числа желтых зерен по сравнению с теоретически ожидаемым. Все же это отклонение лежит в допустимых пределах и, очевидно, объясняется ошибочным зачислением некоторых трудно различимых гетерозиготных зерен в группу рецессивных желтых.

Мы наблюдали явление ксений у большого набора образцов ржи, полученных из ВИРа. Однако в ряде случаев степень выраженности зеленой окраски значительно колебалась и это затрудняло четкость разделения зерен на желтые и зеленые. По-видимому, наряду с основными факторами окраски имеются модификаторы как усиливающие, так и ослабляющие окраску. Следует иметь в виду и различия в степени проявления гетерозиготности, о чем говорилось выше. Большое влияние на выявление окраски оказывают и условия погоды во время созревания зерна. Тем не менее все авторы с полным основанием установили рецессивность желтой окраски. Однако С. П. Хачатуров (1940), не проводя опытов по наследованию окраски и не ссылаясь на литературные источники, принимает, что желтозерность у ржи — доминантная особенность и, исходя из этого, строит схему опытов по избирательности оплодотворения. Совершенно ясно, что выводы автора в этой работе являются не правомочными.

Таблица 1

Расщепление по окраске зерен в колосьях растений, выращенных из ксений-
ных зеленых зерен

№ исходных колосьев	№ растений	Число колосьев	Число зерен в колосьях		P
			зеленых (3)	желтых (1)	
1	1	3	74	35	>0,05
	2	3	117	35	>0,05
	3	3	112	39	>0,50
	4	1	40	11	>0,50
	5	2	63	25	>0,30
	6	2	68	30	>0,10
	7	3	115	36	>0,70
	8	2	73	28	>0,50
	9	2	80	34	>0,10
	10	1	48	10	>0,10
	11	2	80	20	>0,30
	12	1	30	8	>0,50
2	1-14	35	1337	462	>0,30
3	1-14	37	1283	473	>0,50
Всего	40	97	3520	1247	>0,05

Примечания. 1. P вычислены по таблице χ^2 .

2. Для исходных колосьев № 2 и № 3 приводятся суммарные данные, а не по растениям.

3. В скобках указаны ожидаемые отношения.

Начиная с 1952 г. проводились скрещивания жестко- и зеленозерных форм с белозерной, выделенной из переопыленного образца ржи Гейне (каталог ВИРа, № 9332). Эта интересная форма характеризуется белым зерном и отсутствием антоциана на всходах (зеленые всходы, тогда как обычно у ржи они фиолетовые), узлах стебля и колосе. Этот комплекс признаков наследуется неразрывно (плейотропия). Особенностью ее является яркое, отчетливое выражение ксенийности при опылении другими формами, что отмечал еще О. Требо (Требоух, 1925).

В 1952 г. восемь кастрированных колосьев белозерной ржи были опылены пылью одного зеленозерного растения (отбор из Башкирского образца, К-8380). Завязало 59 гибридных зерен ярко-зеленой окраски. Растения (F_1) из этих зерен имели фиолетовые всходы и антоциановую окраску других частей, т. е. показали доминирование наличия антоциана. Из колосьев этих растений, подвергнутых групповой изоляции, было вымолочено 140 зеленых и 42 белых зерна, т. е. получилось отношение близкое к 3:1 ($\chi^2 = 0,36$; $P > 0,5$). Зеленые и белые зерна были посеяны на отдельных делянках. Учет всходов на них показал, что зеленые зерна дали 101 фиолетовый проросток а белые 32 зеленых и 1 фиолетовый. Появление в последнем случае фиолетового всхода говорит за то, что по крайней мере одно зеленое зерно ошибочно было отнесено в группу белых. При учете этого расщепление по окраске всходов выразилось числами: 102 фиолетовых и 31 зеленый. Здесь имеет место явное моногибридное расщепление (ожидаемые 99,75 и 33,25). Эта комбинация скрещивания была повторена в 1954 г. с еще более четкими результатами. Зерна с растений F_1 дали 137 фиолетовых и 46 зеленых всходов (теоретически ожидаемые — 137,25 и 45,75). И в этом случае на

Таблица 2

Расщепление по окраске зерен и всходов в результате скрещивания белозерной формы с желтозерными

Родительские формы	Год скрещивания	Число зерен из колосков F_1			Число всходов из зерен				Всего всходов		
		зеленых (9)	желтых - белых (7)	P	зеленых	желтых : белых		P	фиолетовых (3)	зеленых (1)	P
					фиолетовых (9)	фиолетовых (3)	зеленых (4)				
Белозерная × Желтозерная из Башкирии	1952	323	288	$> 0,05$	212	102	119	$> 0,10$	344	119	$> 0,70$
	1954	301	220	$> 0,30$	208	58	79	$> 0,30$	266	79	$> 0,30$
Желтозерная из Башкирии × Белозерная	1952	310	193	$> 0,01$	207	66	75	$> 0,20$	273	75	$> 0,10$
Белозерная × Желтозерная из Вятки Кировской	1952	279	245	$> 0,10$	209	53	78	$> 0,10$	262	78	$> 0,30$
Белозерная × Желтозерная без воскового налета	1952	335	262	$> 0,95$	248	77	118	$> 0,30$	325	118	$> 0,30$
Белозерная × Желтозерная Вятка ветвистоколосая	1953	78	56	$> 0,50$	49	16	24	$> 0,80$	65	24	$> 0,50$
	1954	471	376	$> 0,80$	316	91	123	$> 0,20$	407	123	$> 0,30$
Желтозерная чериоколосая × Белозерная	1953	204	173	$> 0,30$	140	50	68	$> 0,70$	190	68	$> 0,50$
Всего		2304	1813	$> 0,70$	1619	513	684	$> 0,30$	2132	684	$> 0,50$

делянке, где высевались белые зерна, было 3 фиолетовых всхода. Признак зеленых всходов как в этих, так и в других скрещиваниях явился лучшим контролем правильности разбивки зерен по окраске, что обеспечивало получение вполне объективных данных.

Итак, зеленая окраска оказалась доминантной по отношению к желтой и белой, и в обоих случаях в F_2 шло моногибридное расщепление.

Так как желтозерные формы в связи с их рецессивностью всегда гомозиготны, то значительно больше было проведено комбинаций скрещиваний их с белозерной формой (табл. 2).

У всех комбинаций на кастрированных и опыленных колосьях образовывались зеленые зерна, которые неизменно давали только фиолетовые всходы, т. е. наблюдалось новообразование в F_1 . В колосьях растений F_1 под групповыми изоляторами во всех случаях шло расщепление по окраске зерен на зеленые, желтые и белые. Но так как эти последние группы на глаз неразличимы, то мы разбивали семена на две группы: зеленые и желтые + белые. Разделавший пшеница показала, что зеленые зерна дают только фиолетовые всходы, а желтые + белые, как фиолетовые, так и зеленые (безантоциановые). Так как у желтозерных форм всходы фиолетовые, а у белозерных, наоборот, зеленые, то уже легко было подразделить совокупность растений F_1 на желтые и белые. Поэтому всходы показали, что желтозерная комбинация (табл. 2) шло расщепление в среднем как $1/4$ зеленых : $3/4$ желтых + белых. В типом случае соотношения $3/4$ зеленых : $1/4$ белых в F_1 должно быть 10 зеленых : 7 желтых + белых, что и было получено в действительности. Наконец, общее соотношение $3/4$ зеленых : $1/4$ белых всходов в каждой комбинации скрещивания, как и в белозерных, показывает обилие моногибридного расщепления Aa .

Таким образом, окраска зерна у ржи связана с алейроновым слоем эндосперма, контролируется двумя не взаимодействующими факторами, из которых один комплементарный, а другой — доминантный. Только при наличии в клетках алейрона доминантного комплемента (условно фактор A) развивается зеленая (условно фактор B) или желтая (фактор b) окраска. В противном случае развитие пигмента блокируется, и окраска не развивается (aB и ab), т. е. получается белое зерно, дающее зеленые всходы. Данные расщеплений (табл. 2) говорят о том, что в нашей белозерной форме блокировано развитие зеленой окраски, т. е. в ее алейроновых клетках находится факторы aa и BBB . Это подтверждается и скрещиванием ее с зеленозерной Банкирской рожью. Применяя групповую изоляцию растений из F_2 , выращенных из желтых зерен, и отбирая безантоциановые растения, мы получили новую белозерную форму, у которой блокировано образование желтой окраски ($aaabbb$).

Полученные в работе данные о наследовании указанных основных типов окраски зерна у ржи согласуются с выводами Дюмона и Лермана (Dumon et Laermans, 1957).

ВЫВОДЫ

1. Зеленая, желтая и белая окраска зерна у ржи связана с алейроновым слоем эндосперма и наследуется по типу ксений.
2. Образование окраски контролируется двумя парами наследственных факторов, взаимодействие которых осуществляется по типу комплементарности (9:3:4).
3. Белозерность связана с отсутствием антоциана на всходах и других частях растения плеiotропия.

Numerous experiments have been carried out in the hybridization of various forms of rye differing in their grain colour (green, yellow) or white) inherited as xenia. The development of these colours is controlled by two pairs of independently inherited factors interacting as complementary genes (9 green:3 yellow:4 white). White grain colour results in the absence of anthocyanin in the seedlings (green emerged seedlings) and in the other parts of the plant (pleiotropy).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев, А. И. 1959. Рожь СССР и сопредельных стран. Л., Изд. Всес. ин-та ботаники им. Н. С. Тимирязева.
- Жуков, С. И. 1954. Труды станций при Московском с.-х. ин-те. 2: 1—42.
- Лавренко, С. И. 1957. Рожь (Биол.-технолог. свойства зерна). М., Изд. техн. и с.-х. изд-ва.
- Михайлова, А. 1925. Опыты скрещивания. орд. Тифлисского Бот. сада. 4: 123—142.
- Николаев, И. П. 1956. Труды орд. Тифлисского Бот. сада. Вып. I. Иркутск.
- Харин, С. И. 1954. Урожайность (4631): 21—24.
- Deleens, M. and P. L. 1957. *Bull. jardin bot. Bruxelles*, 27, 3: 2—7.
- Nikolaev, I. P. 1958. *Zachodng. R. A.* XVII, 3: 265—276.
- Rubinstein, 1911. *Arch. Genet. Génét.* 332—335.
- Stoll, 1912. *Arch. Genet. Génét.* 332—335.
- Stoll, 1912. *Arch. Genet. Génét.* 332—335.
- Stoll, 1912. *Arch. Genet. Génét.* 332—335.
- Stoll, 1912. *Arch. Genet. Génét.* 332—335.